

欧美杨幼苗对不同光照时长的响应

刘成功^{1,2} 刘宁¹ 丁昌俊^{1,2} 刘粉粉^{1,2} 苏晓华^{1,2} 黄秦军^{1,2*}

(1. 中国林业科学研究院林业研究所 北京 100091; 2. 国家林业和草原局林木育种与培育重点实验室 北京 100091; 3. 根特大学环境系木材研究室, 比利时根特 9000)

摘要: 【目的】为了明确不同光照时长在杨树早期育苗过程中对其幼苗生长的影响。【方法】本文以 16 个欧美杨无性系幼苗为研究对象, 利用全光谱 LED 灯设计 11 h、12 h、13 h、14 h、15 h 和自然光 (CK) 六个光照处理。进行了 150 d 的光照处理实验, 每隔 15 d 对幼苗的苗高 (H), 地径 (GD), 节数 (NN), 叶片数 (NL) 和叶片相对叶绿素含量 (SPAD 值) 进行调查和测量。通过建立并筛选生长模型的方式展示欧美杨幼苗对不同光照时长的响应, 同时对其生长节律和 SPAD 值进行统计学分析。【结果】结果表明: 光照时长对欧美杨幼苗的苗高和地径存在显著影响, 它们的生长与光照时长存在正相关关系。短的全光谱 LED 光照时长会影响节律进而使高生长提前停止, 地径的生长则不会因光照时长的减少而停止。对比不同的生长曲线拟合模型发现, 对于 LED 灯下的欧美杨幼苗生长, Gompertz 模型的拟合效果最好, R^2 均在 0.89 以上, 表明该拟合模型对不同光照时长下的欧美杨幼苗生长的解释度较高。长光照时长处理下的欧美杨生长潜力更大, 速生持续时间也变的更长。节数增加的停止时间随光照时间的延长而延后。与自然光相比, LED 光会致使欧美杨幼苗的叶片数量减少。14 h 及以上的光照时长会降低欧美杨幼苗的 SPAD 值。【结论】光照质量和光照时间都是温室育苗过程中应该注意的环境因素。在实际生产时, 自然光条件下适当的增加和补充人工光可以更好的提高欧美杨的早期育苗效率。

关键词: 欧美杨; 光照时长; 幼苗; 生长模型; 节律; SPAD 值

Growth of *Populus × euramericana* Plantlet under Different Light Durations

Liu Chenggong^{1,2} Liu Ning³ Ding Changjun^{1,2} Liu FenFen^{1,2} Su Xiaohua^{1,2} Huang Qinjun^{1,2}

(1. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry Beijing 100091; 2. Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091; 3. Woodlab, Department of Environment, Ghent University Ghent 9000 Ghent)

Abstract: 【Objective】The aim of this study was to investigate the effect of different light duration on the growth of *Populus* plantlets during the early seedling raising process. 【Method】In this paper, 16 seedlings of *Populus × euramericana* clones were taken as research objects, using full-spectrum LED lights, six light treatments of 11 h, 12 h, 13 h, 14 h, 15 h, and CK (greenhouse natural light) were designed to examine the response of *Populus × euramericana* plantlets to light duration in the greenhouse. Every 15 days during the 150-day experiment, plantlet height (H), ground diameter (GD), number of nodes (NN), number of leaves (NL), and the relative chlorophyll content (SPAD) of *Populus × euramericana* plantlets were measured. The response of plantlets to different light durations was demonstrated by establishing and screening growth models, and rhythm and relative chlorophyll content were statistically analyzed. 【Result】The light duration had a significant effect on the H and GD of *Populus × euramericana* plantlets, and their growth was positively correlated with light duration. The short fullspectrum LED lighting duration will affect the rhythm and prematurely halt the growth of H, but the GD will continue to expand. Comparing the fitting models of different growth curves, it was found that the Gompertz model has the best fitting effect for the growth of *Populus × euramericana* plantlets under LED lighting, with all R^2 's values greater than 0.89. The results showed that the Gompertz fitting model explained the growth of *Populus × euramericana* plantlets under different light durations. Long light duration has a greater growth potential, and the rapid growth lasts longer. The delay in the cessation of the increase in the NN was a result of the increased illumination time. Compared with natural light, LED light lessens

基金项目: 国家重点研发计划 (2022YFD2200301)

* 黄秦军为通讯作者

the NL. *Populus × euramericana* plantlets will have a lower SPAD value if the light duration exceeds 14 h. 【Conclusion】 In the process of growing plantlets in the greenhouse, both light quality and light duration should be considered. In actual production, appropriate increase and supplement of artificial light under natural light conditions can better improve the early seedling efficiency of *Populus × euramericana*.

Key words: *Populus × euramericana*; light duration; plantlets; growth model; rhythm; SPAD value.

植物的整个生长发育进程都离不开环境因子的作用，其中光对植物的生长和发育是必不可少的 (Tripathi *et al.*, 2019)。光照既是植物生长调节的重要环境信号，也是能量输入和同化的唯一途径，即光合作用的能源 (Li *et al.*, 2020)。生长中的高等植物可以生成光周期信号，引起自身各种生理反应来适应环境，从而使自己的形态发生变化 (Fankhauser and Chory, 1997; Qin *et al.*, 2020; Yong and Hanover, 1977)。光周期是对光照时间的反应，决定了植物的季节性生长、发育变迁和生殖行为 (Ramos-Álvarez *et al.*, 2019)。因此，光周期被广泛认为是植物生长和物候季节变化的重要环境因子之一 (Meng *et al.*, 2021)。

光周期的变化实际上就是光照时长的改变。研究表明，光照时间的变化能够诱导植物成花 (Qin *et al.*, 2019; Ream *et al.*, 2014)、解除休眠 (Grime *et al.*, 1981)。适当改变植物的光照时间，有利于促进植物光合产物的积累 (Wei *et al.*, 2013)，进而影响植物的生长发育 (Or'eilly *et al.*, 1989)。对于光周期的形态反应，Oleksyn 等 (1992) 发现在较长的光照时间下樟子松种群的树高生长和干物质增长较大。近年来，通过延长或缩短光照时间来调控植物的生长和产量已成为温室生产中的重要方式。在中国北方地区的冬季，应用 LED 灯可以用来解决温室光照时间不足的问题 (Li *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2021; Wei *et al.*, 2020)。先前的研究显示，LED 植株间补光改善了作物中下层叶片的光照环境，促进了植株光合作用，提高了番茄产量 (Dueck *et al.*, 2012; Gómez *et al.*, 2016; Lu *et al.*, 2012)。

此外，光照时长对于幼苗的节律和光合能力也会有影响 (Azad *et al.*, 2011; Kwak *et al.*, 2018; Velez-Ramirez *et al.*, 2011)。尽管早期研究表明，木本植物的生长和节律变化可以通过调节光照来改变，但用于高效生产幼苗的研究近年才开始 (Riikonen, 2016)。在研究植物幼苗的生长规律时，经常使用生长曲线 (Wang *et al.*, 2021)，将时间序列数据拟合到一个数学生长过程中，通过计算参数之间的关系得到幼苗的速生区间和生长速度等特征。其中，节数和叶片数的变化最能反映光照时间对植株节律的影响。植株的快速生长伴随着节数的增加和伸长，一旦生长停止，节的数量也随之不再增加。叶片是进行光合作用的主要器官 (Hao *et al.*, 2022; Hsieh *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2022)，叶片的数量在一定程度上可以反映幼苗的光合能力 (Hirose *et al.*, 2021)，而叶绿素的含量则反映了叶片在当时的光合状态 (Li *et al.*, 2022)。当光照环境发生变化时，叶绿素含量持续降低会影响碳的同化，进而影响幼苗的生长发育。叶绿素的相对含量在研究中常用 SPAD 值来表示，可以用来了解幼苗对硝基无机物的需求和对光照时长的响应 (郭延平等, 2000)。

欧美杨 (*Populus × euramericana*) 是一种速生、优质、高产、适应性强的树种，对世界范围内的人工林生产具有重要意义 (Fang *et al.*, 2007; Shi *et al.*, 2022)。作为美洲黑杨 (*Populus deltoides* ♀) 和欧洲黑杨 (*Populus nigra* ♂) 的杂交子代，欧美杨同时继承了母本的速生特性和父本的高抗逆性，且易于繁殖，可以通过扦插的方式得到大量的无性系后代 (Fang, 2008; Pallardy *et al.*, 2003; Zlatković *et al.*, 2020)。杨树与其它树种一样，生长过程中同样受到多个外界环境因子的影响，如光照、温度、水分、纬度等。然而，中高纬度地区较大的光周期差异致使杨树品种在推广过程中受到了明显限制。一般来说，北方类型的杨树品种适应长日照条件，在低纬度地区夏初停止生长；而南方类型的杨树需要短日照条件，它们在秋季晚些时候仍能继续生长 (Ceulemans *et al.*, 1999; Meyer *et al.*, 2021; Zhang *et al.*, 2019)。但长期以来，关于杨树在响应光照周期的潜力问题的研究还很欠缺，特别是在杨树苗期栽培方面。因此，本研究将通过设定 LED 灯的光照时长来模拟不同光周期，其目的是定量地研究欧美杨幼苗群体在生长、节律和叶片这些方面对于光照时长的响应规律。本研究获得的信息将对杨树乃至木本植物的早期育苗和栽培开发提供理论指导。

1 试验材料与设计

2015 年，我们对欧洲杨的 1000 个基因型进行杂交，在温室中以 3% 的选择差筛选出 30 个生长好的无性系种子苗。在 2016 年春天进行大田（39° 73' 35'' N, 116° 75' 18'' E）培育，在 2017 年 4 月随机选择 16 个无性系制作插条，作为优秀的欧美杨群体进行温室培育。培养幼苗的塑料盆口径 18 cm，高 25 cm；每基因型 150 盆。在注水前基质和塑料盆共 6.80 kg，基质体积配比为黄土:炭上:粗砂 = 5:2:3。基质的 pH 为 6.58，体积含水量约 45.40%，最大含水量约 63.80%。待幼苗的茎和功能叶达到半木质化阶段能够确保存活时（即，扦插后的第 45 d）开始光照实验，光照实验进行 105 天，温室布置见图 1。为避免自然光的交互干扰，塑料温室被透气的黑色塑料布平均分为 6 个房间，其中 5 个房间的顶端和四周同样多层遮阳网黑暗处理，房间内唯一的光源是定时的全光谱 LED 生长灯（100 W），第 6 个房间（CK）是无处理的自然光。五种光照时长为 11 h, 12 h, 13 h, 14 h 和 15 h，起始时间为每日上午 8:00。

13 h 是夏至日在田间，欧美杨能接受的光合有效辐射（PAR）的总时长，当天的总日照时长为 15 h。实验采用完全随机区组设计，共 6 个区组。每区组中有 5 个小区，其中 4 个小区用途设置为重复测量时序数据，1 个小区为破坏性取样用途。每小区都有 16 个基因型，每基因型 5 个无性系。实验周期为 2017 年 6 月至 11 月，共 150 d。



图 1 幼苗培养和实验过程

Fig. 1 Cultivation of plantlets and experimental procedures

实验组是直接在灯下的植株，光边缘的植株与本研究无关。The experimental group is the plantlets directly under the lamp, and the plantlets at the edge of the light are not relevant to this research.

2 研究方法

2.1 生长测定和模型构建 在 0 - 150 d，每 15 d 用游标卡尺和长钢尺测量苗高（H）和地径（GD）。在第 45 d - 120 d，每 15 d 统计节数和叶片数。在第 30 d - 105 d，每 15 d 用 SPAD-502Plus 测量自上而下的第 4, 5, 6 片功能叶的 SPAD 值。

表 1 待测试的模型[□]

Tab. 1 Models to be tested

函数类型 Function type	函数名称 Function name	方程 Equation	参数 C 的区间 Ranges of C
Quasi-linear	Generalized Single Index	$y = a + b \cdot \exp(-c \cdot t)$	0 - 50
Quasi-power	Richards	$y = a \cdot (1 - \exp(-c \cdot t))^b$	0 - 2
Quasi-hyperbolic	Logistic	$y = a / (1 + b \cdot \exp(-c \cdot t))$	0.1 - 9
Quasi-power	Levakovic	$y = a \cdot (t^2 / (c + t^2))^b$	1 - 50

Quasi-exponential	Gompertz	$y = a * \exp(-b * \exp(-c * t))$	0 - 2
Quasi-linear	Log-Linear	$y = a + b * \log(t + c)$	0 - 50

□y 是特征值, t 代表时间。参数 a 是渐近 (最大) 长度, b 和 c 都是待估参数。y is the value of triat, and t represents time. Parameter 'a' is the asymptotic (maximum) length, b and c are parameters to be estimated.

利用 H 和 GD 的时序生长数据构建生长曲线, 通过比较拟合优度选出最适合本实验的幼苗生长模型。待测试的模型都是常用的幼苗生长曲线, 包括四种函数类型 (表 1)。其中 Gompertz (于志民等, 2017; Yazdan *et al.*, 2022) 生长模型的速生区间是:

$$[t_1, t_2] = \left[\frac{1}{c} \ln \frac{2b}{3 + \sqrt{5}}, \frac{1}{c} \ln \frac{2b}{3 - \sqrt{5}} \right]$$

$$t_{max} = (t_1 + t_2) / 2$$

式中: t_1 表示生长开始时间; t_2 表示生长结束时间; t_{max} 表示最大生长速度的时间; a 是渐近 (最大) 长度, b 和 c 都是待估参数。

2.2 数据处理 根据数据采集结果对幼苗生长期间的叶片数量、节数和 SPAD 值进行分类统计并作图, 并进行生长曲线的模型构建。模型构建和作图工作均在统计软件 R3.6.3 中完成。

3 结果与分析

3.1 不同光照时长下欧美杨幼苗的生长调查

在表 2 中展示了欧美杨幼苗苗高 (H) 和地径 (GD) 的 150 d 生长时序数据。由表 2 可以看出, 光照 11 h、12 h 和 13 h 的 H 生长在第 90 d - 105 d 时停止生长, 其余处理至光照试验结束前均为停止, GD 的生长均未停止。H 和 GD 最终的生长及变异结果表现为 CK 最大, 14 h 和 15 h 次之, 12 h 和 13 h 较小, 11 h 最小。

表 2 H 和 GD 的描述性统计□

Tab. 2 Descriptive statistics for H and GD

性 状 Trai ts	生长天数 Days of growth	光照时长 Light durations					
		11 h	12 h	13 h	14 h	15 h	CK
H	150	60.80 ±	61.66 ±	64.66 ±	101.51 ±	99.53 ±	102.19 ±
		10.07	8.02	15.87	36.69	31.33	42.49
	135	60.80 ±	61.66 ±	64.66 ±	99.04 ±	95.92 ±	100.51 ±
		10.06	8.02	15.87	35.93	30.54	42.73
	120	60.80 ±	61.66 ±	64.66±15.8	96.07 ±	92.85 ±	100.10 ±
		10.05	8.02	7	34.10	27.70	42.50
	105	60.80 ±	61.66±8.0	64.66 ±	93.13 ±	88.80 ±	99.17 ±
		10.04	2	15.87	31.57	25.12	41.36
	90	59.14 ±	60.18 ±	63.88 ±	89.27 ±	83.33 ±	95.51 ±
		10.22	8.14	15.27	28.04	20.97	36.67
	75	58.32 ±	59.81 ±	62.31 ±	81.08 ±	75.63 ±	83.83 ±
		10.28	8.27	13.30	19.71	15.96	28.18
60	57.35 ±	59.08 ±	59.75 ±	72.48 ±	65.76 ±	68.69 ±	
	10.23	8.00	10.22	13.16	10.09	16.04	

45	54.83 ±	55.59 ±	55.53 ±	65.12 ±	58.58 ±	57.45 ±
	9.59	6.84	8.98	11.32	7.86	11.58
30	37.98 ±	37.32 ±	36.39 ±	41.25 ± 6.22	39.75 ±	39.37 ± 7.10
	5.11	4.47	4.84		5.38	
0	23.67 ±	23.62 ±	23.69 ±	23.71 ± 4.10	23.71 ±	23.69 ± 4.08
	4.01	3.90	4.05		4.10	
150	6.60 ± 0.88	6.46 ±	7.11 ± 1.30	7.76 ± 1.75	7.40 ± 1.62	9.49 ± 2.56
		0.70				
135	6.29 ± 0.75	6.20 ±	6.57 ± 1.09	7.25 ± 1.48	6.92 ± 1.34	8.94 ± 2.41
		0.68				
120	6.11 ± 0.70	6.04 ±	6.35 ± 1.00	6.86 ± 1.29	6.54 ± 1.12	8.58 ± 2.31
		0.66				
105	5.98 ± 0.67	5.90 ±	6.07 ± 0.73	6.55 ± 0.99	6.22 ± 0.89	8.10 ± 1.96
		0.63				
90	5.86 ± 0.66	5.75 ±	5.90 ± 0.66	6.34 ± 0.88	5.96 ± 0.78	7.65 ± 1.72
		0.60				
75	5.67 ± 0.63	5.56 ±	5.64 ± 0.64	6.03 ± 0.70	5.67 ± 0.62	6.98 ± 1.41
		0.59				
60	5.47 ± 0.63	5.34 ±	5.24 ± 0.52	5.70 ± 0.66	5.32 ± 0.50	5.89 ± 0.80
		0.55				
45	5.25 ± 0.59	5.10 ±	4.96 ± 0.48	5.36 ± 0.59	5.08 ± 0.44	5.39 ± 0.64
		0.53				
30	4.67 ± 0.56	4.40 ±	4.33 ± 0.49	4.58 ± 0.56	4.56 ± 0.45	4.59 ± 0.56
		0.52				
0	3.66 ± 0.56	3.61 ±	3.62 ± 0.51	3.65 ± 0.56	3.65 ± 0.54	3.64 ± 0.56
		0.55				

□表内数据格式为“均值±标准差”。The data format is “mean ± standard deviation”.

3.2 欧美杨幼苗生长曲线构建

将生长曲线拟合到 105 d 的 H 和 GD 时间序列的结果如表 3 所示。根据模型的拟合度 R², Gompertz 模型对于欧美杨幼苗生长的解释度更好, R² 拟合系数均大于 0.89。图 2 描述了 Gompertz 生长曲线, 表 4 列出了模型的参数。

表 3 拟合优度对比

Tab. 3 Goodness of fit comparison

函数名称 Function name	R ² 变化区间 Ranges of R ²	
	H	GD
Generalized Single Index	0.7756 - 0.9802	0.8583 - 0.9751
Richards	0.5535 - 0.7746	0.4132 - 0.6666
Logistic	0.5516 - 0.7732	0.7640 - 0.9566
levakovic	0.5524 - 0.7738	0.4121-0.6655
Gompertz	0.8947 - 0.9871	0.9104-0.9793
Log-Linear	0.7676 - 0.9755	0.8321 - 0.9694

由表 4 可以看出, H 的期望速生天数随光照时间的增长而变多, 最多的是 CK (207 d); 除 13 h 外,

GD 的期望速生天数排名与 H 一致，13 h 的 GD 速生天数为 210 d。对于 H 和 GD，CK 的平均生长速度最快，其余处理随光照时长的增加而生长加快。

表 4. Gompertz 方程参数及速生区间[□]

Tab. 4. Gompertz equation parameters and fast growth interval

性 状 Trai ts	处理 Treatme nt	a	b	c	t ₁	t _{ma} x	t ₂	持续时间	生长	R ²
								Expected duration	速率 Growt h rate mm / d	
H	11 h	62.736	0.99	0.03	1	46	80	68	0.568	0.948
			2	3	2				6	4
	12 h	63.913	1.01	0.03	1	48	83	71	0.578	0.954
			7	2	2				1	7
	13 h	68.032	1.08	0.02	1	56	98	84	0.869	0.915
			3	9	4				5	3
	14 h	110.86	1.57	0.02	2	11	19	170	3.465	0.938
		7	2	1	9	4	9	7	6	
	15 h	112.98	1.58	0.01	3	13	23	201	3.900	0.987
		9	7	8	4	5	5	201	0	1
	CK	119.66	1.66	0.01	3	13	24	207	4.261	0.894
		8	7	8	5	9	2	207	0	7
GD	11 h	6.650	0.59	0.01	1	49	85	73	0.012	0.966
			4	8	2				9	4
	12 h	6.706	0.62	0.01	1	59	10	88	0.013	0.975
			3	6	5		3		0	8
	13 h	8.607	0.86	0.00	3	14	24	210	0.020	0.963
			9	9	6	1	6		5	4
	14 h	8.997	0.90	0.01	3	12	21	187	0.022	0.979
		0	1	2	5	9		9	3	
	15 h	9.527	0.94	0.00	4	17	30	261	0.022	0.966
			6	8	5	5	5	261	1	3
	CK	15.030	1.44	0.00	7	27	48	417	0.039	0.910
			3	8	1	9	8	417	0	4

□参数 a 代表最终高度：H 在 14 h，15 h 和 CK 的高度潜力(110 cm - 120 cm)将近为 11 h，12 h 和 13 h 高度潜力 (62 cm - 68 cm) 的 1 倍。GD 在 CK 的生长潜力最大 (15 mm)，13 h - 15 h 的生长潜力次之 (8 - 9 mm)，11 h 和 12 h 的生长潜力最差 (6.7 mm)。‘a’ represents the final value: the growth potential (110 - 120 cm) of H at 14 h, 15 h, and CK is nearly double that of 11 h, 12 h, and 13 h (62 - 68 cm). GD has the greatest growth potential in CK (15 mm), followed by 13-15 h (8 - 9 mm), and 11 h and 12 h have the least (6.7 mm).

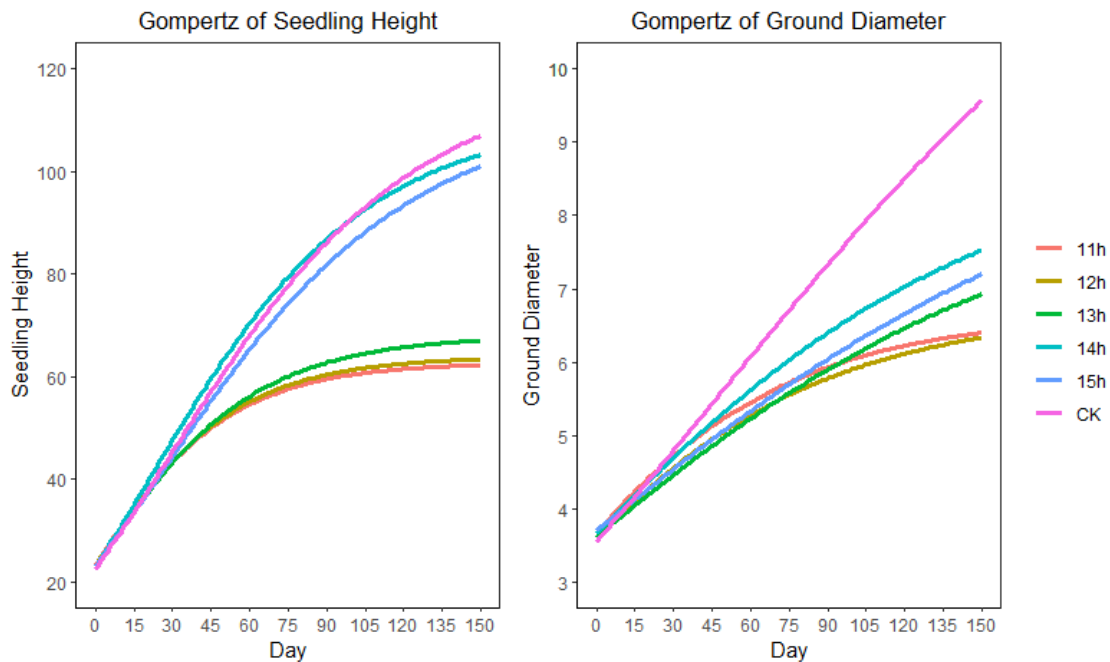


图 2 Gompertz 生长曲线对比

Fig. 2 Gompertz growth curve comparison

3.3 不同光照时长下欧美杨幼苗的节数和叶片数量以及 SPAD 值

图 3 展示了幼苗节律和叶片的变异。茎的生长速度有变异，它的生长从未停止。但不同光照处理下高生长的节律则出现了停止。自然光的节数增加在第 75 d 几乎停止，节的伸长和高生长均未停止。11 h, 12 h 节数增加要比 CK 晚 15 d 停止，节的伸长持续到了第 105 d。高生长在第 105 d 停止。13 h 的的节数增加，节的伸长，高生长均第 105 d 停止。14 h 和 15 h 的节数增加在第 120 d 停止，节的伸长和高生长均未停止。叶片数 11 h, 12 h 和 13 h 在开始的 15 d 内几乎没增加，之后一直下降。14 h 叶片先减少再增加，15 h 叶片一直增多。CK 叶片先增加后减少。

CK 的相对叶绿素含量 (SPAD) 在 35 - 40 之间，这是正常温室自然光下的变化。光照处理是在幼苗生长到第 45 d 后开始的。开始光照处理后的 15 d, CK 的相对叶绿素含量下降，各处理的相对叶绿素含量受光照影响下降速度加快，在第 60 d 均降到最低，且 CK 的 SPAD 值始终高于光照组。此后，11 h 和 15 h 处理下幼苗的相对叶绿素含量开始增长，大约在第 95 d 和第 80 d 后分别再次下降；12 h, 13 h, 14 h 和 CK 下的叶绿素相对含量则在实验结束前总体保持增长趋势。光照处理结束时 (第 105 d), 12 h 和 13 h 的相对叶绿素含量明显大于 CK, 11 h 的相对叶绿素含量与 CK 相近，而 14 h 和 15 h 的相对叶绿素含量明显小于 CK。

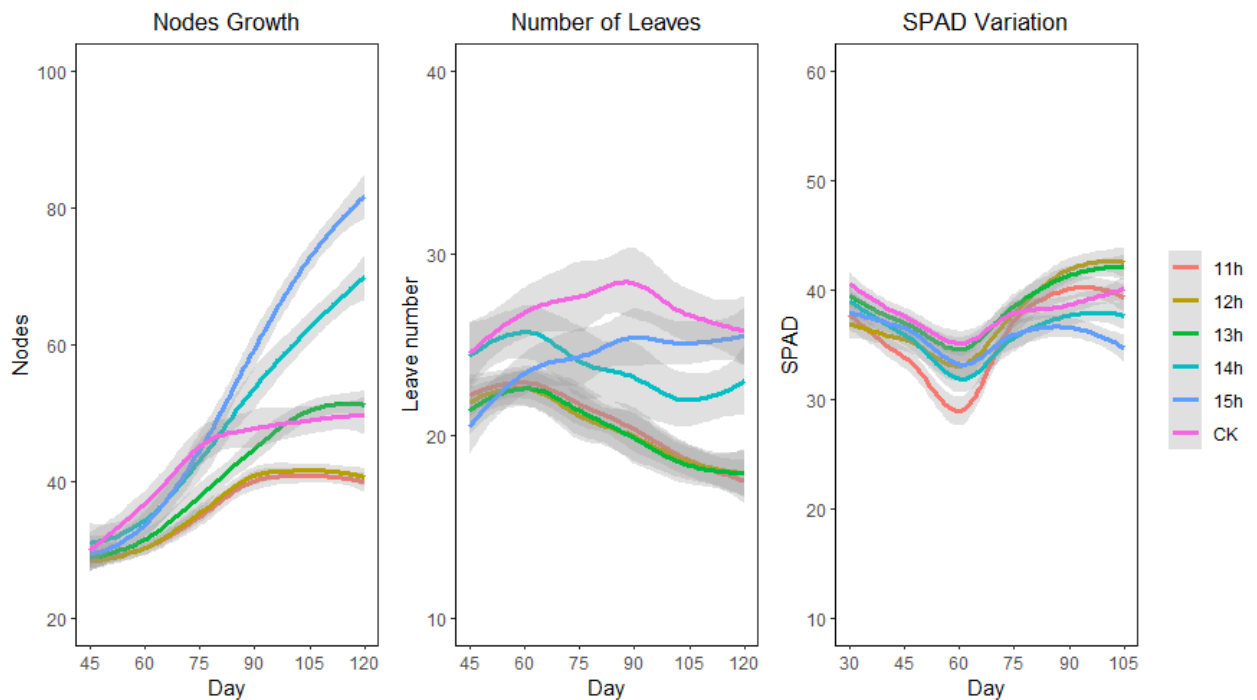


图3 节和叶片的数量在光照处理后的变化

Fig. 3. The number of nodes and leaves and the change of SPAD value

□阴影部分是 95%的置信区间。The shaded area is the 95% confidence interval.

4 讨论

4.1 混交经营模式对落叶松人工林土壤动物群落结构的影响

光是影响幼苗生长、节律和光合能力的关键因素之一 (Fankhauser and Chory, 1997)。本研究中, 11 h, 12 h和13 h处理下的欧美杨幼苗H和GD显著小于14 h, 15 h和CK处理, 他们的生长潜力也是如此。这一结果与其他研究一致 (Johnsen and Seiler, 1996)。这是因为短的光照时长会导致植物生长过程中吸收和同化CO₂的能力降低 (Arnott, 1984; Deng and Quail, 1999), 而长光照下光合作用的时间延长, 促进了植物生长所需的碳水化合物生成 (霍常富等, 2009; Yin *et al.*, 2023)。然而, 我们的结果可能不是绝对完美的, 不像预期的那么清楚。例如: CK处理虽然不是最长的光照时长且自然光存在季节性变化, 但显然自然光的光照强度要高于全光谱的LED灯, 这也间接的说明了光强或光质是幼苗生长的另一个决定因子 (Xiao *et al.*, 2022)。另外, 实验中应用100 W LED灯已经散发了大量的热量, 因此温室必须通风否则持续的高温高湿会使幼苗处于强烈的逆境。如果要模拟自然光的光照强度, 则需要更高功率的植物生长灯和更高级的控温控湿环境, 很显然这是困难的, 也是不经济的。

此外, 不同光照处理间H的变异要远大于GD的变异, 在这过程里幼苗的生长节律扮演了重要的角色, 由此推断光照时长影响了幼苗的生长节律, 这和前人的研究结果一致 (Azad *et al.*, 2011; Kwak *et al.*, 2018; Riikonen, 2016)。这些现象也可以从CK与13 h的对比中得以说明, 即13 h是当地当年最长 (夏至日) 的光照时长, 随着季节性的变化, CK处理每日能接受光合有效辐射的时长逐渐减少。在第75 d时, CK处理的节数增长出现停滞, 表明此时的自然光照时长已经限制了欧美杨幼苗节数的增加。随着入秋后的温度降低和光照时间的缩短, 短光照时长处理下的欧美杨节数也逐渐停止增加, 随后节的伸长也开始受限, 这可能与短日照诱导生长停止, 为植物秋季萌芽后进入休眠状态, 增强其耐寒性有关 (Böhlenius *et al.*, 2006)。不同的是, 长光照时长下欧美杨幼苗的节数停止时间要晚于短日照, 且在节数不变后其节的伸长仍在继续, 这说明光照时长对节数的增加起到了主导作用, 与光质和光强的关系不大。对于欧美杨, 14 h以上的光照时长会促使生长继续, 而在蓝云杉 (*Picea pungens*) 幼苗则需要至少16

h以上的光周期 (Young and Hanover, 1997), 这可能是针叶树和阔叶树间的叶型差异和遗传差异带来的。

植物对光照时间的反应可能会影响它们的生长和生存。早先的研究认为, 最大限度地延长生长季节可能有利于树木的生长 (Beuker, 1994)。本研究中, 由Gompertz的速生区间可知, 14 h, 15 h和CK的速生区间均在第30 d光照处理之后, 且速生持续天数都远长于13 h及以下的光照时长, 且具备明显的生长潜力。说明至少14 h以上的LED光照时长对于欧美杨幼苗的生长有积极的效应。另外, 前人研究发现一定程度上延长植物的光照时长能够促进同化物的积累 (郭延平等, 2000; Wang *et al.*, 2021; Wei *et al.*, 2013), 这在我们先前关于14 h和15 h光照时间下欧美杨幼苗生物量大小变化的研究中得到了验证 (Liu *et al.*, 2018)。当然, 如果树木不能诱导适当的休眠时间, 则可能增加春末/秋初霜冻损害的风险, 并在冬季缺乏足够的抗寒能力 (Murray *et al.*, 1989; Howe *et al.*, 1995)。因此, 确认合适的光照时间的对欧美杨幼苗的生长、休眠诱导和抗寒性发展也是至关重要的。

叶片作为幼苗最主要的营养器官, 叶片数量可以代表幼苗积累营养的能力。在本研究中, 自然光和15 h的光照时长可以使叶片持续增多, 15 h以下的LED光照时长使叶片数量持续减少, 表明长光照促进了欧美杨幼苗的营养生长; 而短光照下幼苗的光和时间缩短, 物质积累能力降低, 有限的能量优先确保顶端优势, 限制了叶片和分枝的形成, 这与其他人的研究结果相似 (Ekmekçi and Terzoğlu, 1998)。此外, 叶绿素是植物完成光能吸收与转换的关键因子, 其含量变化影响植物光合能力大小及营养水平 (Liu *et al.*, 2018)。

SPAD值与叶片的绿色程度和氮含量显著正相关, 是衡量植物光合产量的一个重要预测因子 (Szulc *et al.*, 2021)。虽然本研究中采用的是全光谱的LED植物生长灯, 但是与自然的太阳光相比仍有缺失, 连续弱光照会使光合能力变弱, 导致叶绿素的连续降解 (Lim *et al.*, 2007), 因此在14 h和15 h光照下欧美杨幼苗的SPAD值始终低于CK。但SPAD下降的原因也可能是持续的高生长和叶片数增加消耗了大量的土壤养分, 导致叶片氮含量降低 (Bergstand and Schüssler, 2013; Yue *et al.*, 2020)。随着生长天数的延长, 11 - 13 h的光照处理下幼苗的SPAD值整体上大于CK, 可能是较短光照下幼苗为了适应生存, 能量和养分优先供给叶片提高叶绿素含量以确保光合作用的顺利进行; 也可能是随着秋季的到来, 环境温度降低, LED灯散发的热量提高了温室内的温度, 相对的增温促进了叶绿素的合成 (Du *et al.*, 2022)。有趣的是, 13 h处理下的SPAD值高于CK, 进一步说明了全光谱LED灯与自然光的光源差异不是影响欧美杨幼苗叶绿素含量减少导致光合作用变弱的因素, 而是光照时长。关于是否是土壤养分不足或温度影响了相对叶绿素含量, 还需要后续的补充实验。

总之, 补光最少要比当地的日最长光照时长多 1 h, 而且光源最好是混合的而不是纯 LED。自然光下的生长最多, 随季节变化的光照时长和温度对其生长造成了限制。完全用长时间的 LED 全光谱光可以令植物不停地生长, 但效果不如自然光。最好的办法是在速生的季节将两者结合起来。由于 LED 光的照射是不均匀的, 未来需要研究近光源和远光源区域的生长情况。

5 结论

光照时长对欧美杨幼苗群体生长有显著影响。随光照时长的增加可以促进幼苗生长, 节数和速生持续天数的增长; 反之则抑制。本研究中 Gompertz 生长曲线是拟合度最好的, 符合幼苗的生长“S”型曲线。本研究中, SPAD 值主要受光照时长的影响, 14 h 以上的光照时长会抑制相对叶绿素含量, 13 h 以下的光照时长则会促进相对叶绿素含量的提高。叶片数受光质和光强的影响, 自然光下叶片数保持最多, 光照时长越长, 叶片数越多。温室培育欧美杨幼苗时, 自然光加补光可以更好的提高效率, 日总光照时长最应在 14 h 以上。

参 考 文 献

- 郭延平, 张良诚, 洪双松, 等. 2000. 温州蜜柑叶片气体交换和叶绿素荧光对低温的响应. 植物生理学报, 2: 88-94.
(Guo Y P, Zhang L C, Hong S S, *et al.* 2019. Responses of gas exchange and chlorophyll fluorescence to different low temperatures in

- Satsuma Mandarin* (*Citrus unshiu* Marc.). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2: 88-94. [In Chinese]
- 霍常富, 孙海龙, 王政权, 等. 2009. 光照和氮营养对水曲柳苗木生长及碳-氮代谢的影响. *林业科学*, 45(7): 38-44.
- (Huo C. 2009. Effects of light and nitrogen on growth, carbon and nitrogen metabolism of *Fraxinus mandshurica* seedlings. *Scientia Silvae Sinicae*, 45(7): 38-44. [In Chinese])
- 刘成功, 王明援, 刘宁, 等. 2018. 不同光照时间对欧美杨幼苗生长和光合特性的影响. *林业科学*, 2018, 54(12): 33-41.
- (Liu C, Wang M Y, Liu N, *et al.* 2018. Effects of different irradiation duration on growth and photosynthetic characteristics of *Populus × euramericana* seedlings. *Scientia Silvae Sinicae*, 54(12): 33-41. [In Chinese])
- 于志民, 康文娟, 涂淑萍. 2017. 基于 Logistic、Gompertz 模型的圆齿野鸦椿幼苗生长模拟与分析. *江西农业大学学报*, 39(6): 1187-1195.
- (Yu Z M, Kang W J, Tu S P. 2017. Simulation of growth curve based on nonlinear models of logistic and gompertz for *Euscaphis konishii* seedling. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 39(6): 1187-1195. [In Chinese])
- Arnott T A. 1984. Photoperiod control of container seedlings. *Proceedings of the western forest nursery council and intermountain nurseryman's Association*. Ogden, Utah; pp. 9-13.
- Azad M O K, Chun I J, Jeong J H, *et al.* 2011. Response of the growth characteristics and phytochemical contents of pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings with supplemental LED light in glass house. *Journal of Bio-Environment Control*, 20(3): 182-188.
- Bergstand K J, Schüssler H K. 2013. Growth, development and photosynthesis of some horticultural plants as affected by different supplementary lighting technologies. *European Journal of Horticultural Science*, 78(3): 119-125.
- Beuker E. 1994. Adaptation to climatic changes of the timing of bud burst in populations of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. *Tree Physiology*, 14(7-9): 961-970.
- Böhlenius H, Huang T, Charbonnel-Campaa L, *et al.* 2006. CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. *Science*, 312(5776): 1040-1043.
- Ceulemans R, Deraedt W. 1999. Production physiology and growth potential of poplars under short-rotation forestry culture. *Forest Ecology and Management*, 121(1): 9-23.
- Deng X W, Quail P H. 1999. Signalling in light-controlled development. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 10(2): 121-129.
- Du X, Gao Z, Sun X, *et al.* 2022. Increasing temperature during early spring increases winter wheat grain yield by advancing phenology and mitigating leaf senescence. *The Science of the Total Environment*, 812: 152557.
- Dueck T, Janse J, Eveleens B A, *et al.* 2012. Growth of tomatoes under hybrid LED and HPS lighting. *Acta Horticulturae*, 952: 335-342.
- Ekmekçi Y, Terzoğlu S. 1998. Interactive effects of vernalization, day length and light intensity on the number of leaves and flag leaf area in some wheat cultivars. *Turkish Journal of Botany*, 22(5): 303-312.
- Fang S, Xue J, Tang L, *et al.* 2007. Biomass production and carbon sequestration potential in poplar plantations with different management patterns. *Journal of Environmental Management*, 85(3): 672-679.
- Fang S. 2008. Silviculture of poplar plantation in China: a review. *Journal of Applied Ecology*, 19(10): 2308-2316.
- Fankhauser C, Chory J. 1997. Light control of plant development. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 13(1): 203-229.
- Gómez C, Mitchell, C A. 2016. In search of an optimized supplemental lighting spectrum for greenhouse tomato production with intracanopy lighting. *Acta Horticulturae*, 1134: 57-62.
- Grime, J P, Mason G, Curtis A V, *et al.* 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*, 69(3): 1017-1059.
- Hao C, Yang Y, Du J, *et al.* 2022. The PCY-SAG14 phytochrome module regulated by PIFs and miR408 promotes dark-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. *PNAS*, 119(3): e2116623119.
- Hirose T, Oikawa S, *et al.* 2012. Mean residence time of leaf number, area, mass, and nitrogen in canopy photosynthesis. *Oecologia*, 169(4): 927-937.
- Howe G T, Hackett W P, Furnier G R, *et al.* 1995. Photoperiodic responses of a northern and southern ecotype of black cottonwood. *Physiologia Plantarum*, 93(4): 695-708.
- Hsieh C Y, Fang S L, Wu Y F, *et al.* 2021. Using sigmoid growth curves to establish growth models of tomato and eggplant stems suitable for grafting in subtropical countries. *Horticulturae*, 7(3): 537.
- Johnsen K H, Seiler J R. 1996. Growth, shoot phenology and physiology of diverse seed sources of black spruce: I. Seedling responses to varied atmospheric CO₂ concentrations and photoperiods. *Tree Physiology*, 16(3): 367-373.
- Kwak M J, Je S M, Cheng H C, *et al.* 2018. Night light-adaptation strategies for photosynthetic apparatus in yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) exposed to artificial night lighting. *Forests*, 9(2): 74.
- Li D, Chen J M, Yu W, *et al.* 2022. Assessing a soil-removed semi-empirical model for estimating leaf chlorophyll content. *Remote Sensing of Environment*, 282: 113284.

- Li J, Terzaghi W, Gong Y, *et al.* 2020. Modulation of BIN2 kinase activity by HY5 controls hypocotyl elongation in the light. *Nature Communications*, 11(1): 1592.
- Li X W, Chen Q X, Lei H, *et al.* 2018. Nutrient uptake and utilization by fragrant rosewood (*Dalbergia odorifera*) seedlings cultured with oligosaccharide addition under different lighting spectra. *Forests*, 9(1): 29.
- Lim P O, Kim H J, Hong G N. 2007. Leaf senescence. *Annual Review of Plant Biology*, 58: 115-136.
- Lu N, Maruo T, Johkan M, *et al.* 2012. Effect of supplemental lighting within the canopy at different developing stages on tomato yield and quality of single-truss tomato plants grown at high density. *Environmental Control in Biology*, 50(1): 1-11.
- Meng L, Zhou, Y, Gu L, *et al.* 2021. Photoperiod decelerates the advance of spring phenology of six deciduous tree species under climate warming. *Global Change Biology*, 27(12): 2914-27.
- Meyer M, Morgenstern K, Heilig D, *et al.* 2021. Biomass allocation and root characteristics of early-stage poplars (*Populus* spp.) for assessing their water-deficit response during SRC establishment. *BioEnergy Research*, 14(2): 385-398.
- Murray M B, Cannell M G R, Smith R I. 1989. Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology*, 26(2): 693-700.
- Oleksyn J, Tjoelker M G, Reich P B. 1992. Growth and biomass partitioning of populations of European *Pinus sylvestris* L. under simulated 50 and 60 N daylengths: evidence for photoperiodic ecotypes. *New Phytologist*, 120(4): 561-574.
- Or'eilly C, Amott J T, Owens J N. 1989. Effect of photoperiod and moisture availability on shoot growth, seedling morphology, and cuticle and epicuticularwax features of container grown western hemlock seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(1): 122-131.
- Pallardy S G, Gibbins D E, Rhoads J L. 2003. Biomass production by two-year-old poplar clones on floodplain sites in the Lower Midwest, USA. *Agroforestry Systems*, 59(1): 21-26.
- Qin N, Xu D, Li, J *et al.* 2020. COP9 Signalosome: discovery, conservation, activity and function. *Journal of Integrative Plant Biology*, 62(1): 90-103.
- Qin Z, Bai Y, Muhammad S, *et al.* 2019. Divergent roles of FT-like 9 in flowering transition under different day lengths in *Brachypodium distachyon*. *Nature Communications*, 10(1): 812.
- Ramos-Sánchez J M, Triozzi P M, Alique D, *et al.* 2019. LHY2 integrates night-length information to determine timing of poplar photoperiodic growth. *Current Biology*, 29(14): 2402-2406. e4.
- Ream T S, Woods D P, Schwartz C J, *et al.* 2014. Interaction of photoperiod and vernalization determines flowering time of *Brachypodium distachyon*. *Plant Physiology*, 164(2): 694-709.
- Riikonen J. 2016. Pre-cultivation of Scots pine and Norway spruce transplant seedlings under four different light spectra did not affect their field performance. *New Forest*, 47(4): 607-619.
- Shi Q, Tian D, Wang J, *et al.* 2022. Over expression of miR390b promotes stem elongation and height growth in *Populus*. *Horticulture Research*, 10: uhac258.
- Szulec P, Bocianowski J, Nowosad K, *et al.* 2021. SPAD leaf greenness index: green mass yield indicator of maize (*Zea mays* L.), genetic and agriculture practice relationship. *Plants*, 10 (5): 830.
- Tripathi S, Hoang Q T N, Han, Y J, *et al.* 2019. Regulation of photomorphogenic development by plant phytochromes. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(24): 6165.
- Velez-Ramirez A I, van Leperen W, Vreugdenhil D, *et al.* 2011. Plants under continuous light. *Trends in Plant Science*, 16(6): 310-318.
- Wang H L, Zhang Y, Wang T, *et al.* 2021. An alternative splicing variant of PtRD26 delays leaf senescence by regulating multiple NAC transcription factors in *Populus*. *The Plant Cell*, 33(5): 1594-1614.
- Wang S, Fang H, Xie J, Wu Y, *et al.* 2021. Physiological responses of cucumber seedlings to different supplemental light duration of red and blue LED. *Frontiers in Plant Science*, 12: 1403.
- Wang Y, Wang J, Chen L, *et al.* 2022. Identification and function analysis of yellow-leaf mutant (*YX-yl*) of broomcorn millet. *BMC Plant Biology*, 22(1): 1-15.
- Wei H, Ren J, Zhou J. 2013. Effect of exponential fertilization on growth and nutritional status in Buddhist pine (*Podocarpus macrophyllus* [Thunb.] D. Don) seedlings cultured in natural and prolonged photoperiods. *Soil Science and Plant Nutrition*, 59(6): 933-941.
- Wei H, Wang M, Jeong B R. 2020. Effect of supplementary lighting duration on growth and activity of antioxidant enzymes in grafted watermelon seedlings. *Agronomy*, 10(3): 337.
- Xiao F, Chen C, Gong W, *et al.* 2022. Trade-off between shade tolerance and chemical resistance of invasive *Phytolacca americana* under different light levels compared with its native and exotic non-invasive congeners. *Environmental and Experimental Botany*, 196: 104809.

- Yazdan I, Majid N, Gholamhassan R. 2022. Investigation on germination and seedling growth of three *Salicornia* species in response to different levels of salinity stress originated from sodium chloride using gompertz function. *Environmental Stresses in Crop Sciences*, 15(1): 231-246.
- Yin J, Lin F, de Lombaerde E, *et al.* 2023. The effects of light, conspecific density and soil fungi on seedling growth of temperate tree species. *Forest Ecology and Management*, 529: 120683.
- Young E, Hanover, J W. 1977. Effects of quality, intensity, and duration of light breaks during a long night on dormancy in blue spruce (*Picea pungens* Engelm.) seedlings. *Plant Physiology*, 60(2): 271-273.
- Yue X, Hu Y, Zhang H, *et al.* 2020. Evaluation of both SPAD reading and SPAD index on estimating the plant nitrogen status of winter wheat. *International Journal of Plant Production*, 14(5): 67-75.
- Zhang M, Suren H, Holliday J A. 2019. Phenotypic and genomic local adaptation across latitude and altitude in *Populus trichocarpa*. *Genome Biology and Evolution*, 11(8) 2256-2272.
- Zlatković M, Tenorio-Baigorria I, Lakatos T, *et al.* 2020. Bacterial canker disease on *Populus × euramericana* Caused by *Lonsdalea populi* in Serbia. *Forests*, 11(10): 1080.